EIN BEITRAG ZUR KENNTNISS

DER

ATHMUNGSORGANE DER PFLANZEN.

Inaugural-Dissertation

der

mathematischen und naturwissenschaftlichen Facultät

der

Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg

zur Erlangung der Doctorwürde

vorgelegt von

Ludwig Jost
aus Karlsruhe.

Mit einer Tafel.

1887.

EIN BEITRAG
ZUR KENNTNISS DER ATHMUNGSORGANE DER PFLANZEN.

Die Einrichtungen, welche dazu dienen, der einzelnen Pflanzenzelle den zur Athmung nothwendigen Sauerstoff zuzuführen, sind im Einzelnen recht verschieden. Grenzt diese direct an ein sauerstoffführendes Medium, Luft oder Wasser, so kann sie aus ihm ihren Bedarf entnehmen; im Innern eines Gewebes gelegene Zellen dagegen unterhalten ihre Athmung aus der Intercellularluft, für deren Erneuerung natürlich gesorgt sein muss. Am leichtesten sind unzweifelhaft die Zellen der Assimilationsorgane, des grünen Stammes und Blatts im Stande ihren Sauerstoffbedarf zu decken, denn ihnen steht nicht nur der beim Assimilationsprocess sich bildende Sauerstoff zur Verfügung, sondern sie treten auch vermittelst der zahlreichen mit Spaltöffnungen mündenden Intercellularräume mit der Atmosphäre in directen Verkehr. Derartige Ausführgänge des Durchlüftungssystems, welche nicht nur moleculare, sondern auch molare Gasbewegungen erlauben, sind zwar für den viel bedeutenderen Gasaustausch bei der Assimilation offenbar sehr wichtig, scheinen aber für die Athmung nicht nöthig zu sein, wie verschiedene spaltöffnungsfreie Schmarotzer beweisen — *Monotropa*, *Neottia*, denen sich die meisten fertilen Sprosse der *Equiseta heterophyadica* A. Br. anschliessen. Auch die jungen Angiospermenwurzeln erhalten den nöthigen Sauerstoff durch die Membranen der Zellen, welche ja bekanntlich selbst im cuticularisirten Zustand für Gase keineswegs impermeabel sind; erst mit beginnendem Dickenwachsthum erhält die Wurzel, gerade wie der Stamm Lenticellen, durch deren enge Poren Luft circuliren kann. Auch bei den untergetauchten Wasserpflanzen finden sich keinerlei Einrichtungen, welche eine Massenbewegung der Gase ins Innere der Pflanze ermöglichen; dagegen zeigen sich ganz ausserordentlich weite Lufträume in ihnen, so dass jedenfalls die einmal eingetretene Luft rasch den einzelnen Zellen zugetheilt werden kann. Derartige intercellulare Luftbehälter erreichen dann eine beträchtliche Entwickelung in den Wurzeln der Wasser- und Sumpfpflanzen, welche, soweit sie in dem sauerstoffarmen Schlamm wachsen, atmosphärische Luft und besonders den durch Reduction der Kohlensäure entstandenen Sauerstoff nur von den oberirdischen, grünen Theilen der Pflanze zugeleitet bekommen können. Dass indess derartige Wurzeln auch eigene Athmungsorgane ausbilden können, hat jüngst Göbel[1]) nachgewiesen, indem er zeigte, dass einige tropische Sumpfbewohner, Arten der Gattungen *Sonneratia* und *Avicennia*, an ihren natürlichen Standorten umgeben sind von einer grossen Anzahl anscheinend negativ geotropischer Seitenwurzeln, welche über das Wasser hervorragen und an ihrer Spitze Einrichtungen im anatomischen Bau zeigen, die eine Erleichterung des Gaswechsels ermöglichen; während nämlich die Luftwurzeln von *Sonneratia* mit ganz dünnen, vor zu starker Transpiration schützenden Korkschichten umgeben sind, die mit lockerem parenchymatischem Gewebe abwechseln, zeigt *Avicennia* in einem dickeren Periderm eigenthümlich gebaute Lenticellen. Am Schlusse seiner Arbeit macht Göbel noch

[1]) Ueber die Luftwurzeln von *Sonneratia*. Ber. der Deutsch. bot. Gesellschaft. Bd. IV. Heft 6. Juli 1886.

aufmerksam auf »negativ geotropische« Luftwurzeln von vielleicht ähnlicher Function bei Palmen. Er beobachtete solche im botanischen Garten zu Buitenzorg und Rostock, ohne sie eines eingehenderen Studiums für werth zu erachten.

Zur Zeit als Göbel's Mittheilung erschien, war ich mit der Untersuchung dieser Palmenwurzeln beschäftigt und zum Resultat gekommen, dass sie Athmungsorgane sind. Im Nachstehenden soll über sie, sowie über eine Reihe ähnlicher Erscheinungen bei Pflanzen anderer Familien referirt werden.

I.

Palmen und Pandaneen.

Vorkommen und Function der aufwärts wachsenden Wurzeln. Ein stattliches Exemplar einer in grossem Holzkübel befindlichen *Livistona australis* des Strassburger botanischen Gartens zeigt das ganze Jahr über eine grosse Anzahl vertical aus der Erde wachsender, manchmal an der Basis verzweigter Gebilde, welche bei einer durchschnittlichen Dicke von etwa 2 — 4 mm die Höhe von 5 cm über der Topfoberfläche im Allgemeinen nicht überschreiten. Auffällig sind an ihnen weisse, etwas mehlige Gewebepartien (Fig. 1. Lt.), welche entweder als Ringe, in der Zahl von 1 — 7, abwechselnd mit der gebräunten Epidermis (*b*) die Oberfläche der Organe einnehmen, oder aber die ganze Spitze derselben oft auf mehrere Centimeter continuirlich überziehen. Meistens sind diese Stellen etwas angeschwollen. Beim Nachgraben ergaben sich diese Gebilde als von stärkeren Wurzeln ausgehende Seitenwürzelchen. Die schon mit blossem Auge sichtbare Wurzelhaube (Wh), die als braunes, zerrissenes Käppchen die Spitze bedeckt, dann auch die endogene Verzweigung nimmt jeden Zweifel an ihrer Wurzelnatur. Aehnliche, in ihren Dimensionen wenig verschiedene Luftwurzeln finden sich dann ferner bei *Phoenix*arten (Fig. 2), an zum Theil noch recht jugendlichen Exemplaren, und auch noch bei verschiedenen anderen Gattungen, auf die weiter unten zurückzukommen sein wird, in den Gewächshäusern zu Strassburg, Karlsruhe und Heidelberg, sowie im Frankfurter Palmengarten, doch merkwürdigerweise immer nur an Exemplaren, die im Kübel cultivirt werden, während sie bei Freilandpflanzen nicht vorkommen. Gerade dieser Umstand und dann die bei Wurzeln recht überraschende Eigenschaft des scheinbaren negativen Geotropismus liess eine eingehendere Untersuchung dieser »Luftwurzeln« nicht uninteressant erscheinen; es war zu erwarten, dass eine abnorme Function dem anormalen Vorkommen und Wachsthum derselben entspreche.

Eine solche Function wurde schon wahrscheinlich gemacht durch die erste, oberflächliche anatomische Untersuchung, bei der sich herausstellte, dass die Wurzel an den schon erwähnten weissen Stellen statt mit einer Epidermis mit eigenthümlich gestalteten, luftführenden und nur sehr locker mit einander verbundenen Zellen bedeckt ist; ferner, dass die zwischen letzteren verlaufenden Intercellularen direct mit denen der Wurzelrinde communiciren, dass also die Durchlüftungsräume der Wurzel hier frei in die Atmosphäre einmünden. Dieser anatomische Befund liess sich durch das Experiment unschwer bestätigen. Wurden die Wurzeln von *Livistona*- oder *Phoenix*arten in den kürzeren Schenkel einer U-förmig gebogenen Glasröhre luftdicht eingekittet, so presste in den längeren eingegossenes Quecksilber durch die weissen Stellen der Oberfläche einen kräftigen Luftstrom hindurch, der leicht sichtbar gemacht werden konnte, wenn der Apparat unter Wasser getaucht wurde. In vielen Fällen dauerte dann das Ausströmen der Luft so lange an, als überhaupt noch ein merkbarer Druckunterschied in den Schenkeln der Röhre herrschte. Natürlich genügte in solchen Fällen auch statt des Quecksilbers der Druck der Backenmuskeln um Luft durchzutreiben.

Unsre Luftwurzeln sind also sehr wohl geeignet als Durchlüftungsorgane zu dienen, und zwar haben wir sie, da beim Gaswechsel einer chlorophylllosen[1]) Wurzel nur die Athmung in Betracht kommt, als Athmungsorgane anzusprechen. Diejenigen Stellen an ihnen, welche die Durchlässigkeit für Luft bedingen, mögen den Namen Pneumathoden (πνεῦμα Luft, ὁδὸς Weg) führen, ein Ausdruck, der übrigens auch als zusammenfassende Bezeichnung sämmtlicher Ausführgänge des Durchlüftungssystems, also auch der Spaltöffnungen und Lenticellen dienen kann. —

Folgende stattliche Anzahl von Pflanzen

---

[1]) Nur in einer einzigen, *Phoenix reclinata* angehörigen Wurzel fanden sich Spuren von Chlorophyll.

ist, wie genaueres Nachsuchen zeigt, mit solchen Pneumathoden versehen.[1])

Phoenix reclinata (F. S.), *silvestris* (S.), *dactylifera* (S.), *spinosa* (S.), *farinifera* (S. F.) und noch andere unbestimmte Species.
Livistona australis (F. S.), *chinensis* (F.), *altissima* (F.), *mauritiformis* (F.), *olivaeformis* (S.).
Pritchardia filamentosa (S.).
Kentia Forsteriana (F. S.).
Chamaerops humilis (S. F.).
Chamaedorea Veitchii (F.).
Cocos flexuosa (S.).
Caryota furfuracea (K.).
Thrinax spec. (K.).
Pandanus flexuosus (H.), *pygmaeus* und *furcatus* (S.).

Ausser an den genannten traten die Gebilde auch noch an andren Palmen auf, deren Namen unbekannt blieb, so dass wir es hier mit einem weit verbreiteten, wenn nicht allgemein der Familie zukommenden Organ zu thun haben.

Keineswegs alle hier aufgezählten Arten tragen die Pneumathoden an vertical aufwärts wachsenden Luftwurzeln. *Thrinax*, *Caryota*, *Chamaedorea* und *Cocos* zeigen an annähernd horizontal über der Erde verlaufenden gewöhnlichen Wurzeln von bedeutender Dicke allseitig abstehende, warzenförmige, höchstens 4—5 mm lange Seitenwürzelchen, welche schon durch das Aussehen, dann auch durch ihren anatomischen Bau sich als Pneumathoden zu erkennen geben. Auch an Wurzeln von *Phoenix* und *Livistona*, welche an der Unterseite des Kübels an die Luft gewachsen waren, fanden sich unsere Gebilde nach den verschiedensten Richtungen orientirt vor. Im Frankfurter Palmengarten ist eine *Phoenix farinifera* dicht über der Erde auf mehrere Centimeter am Stamm mit den bei Palmen so häufigen adventiven Wurzeln besetzt, dieselben sind ohne alle Regelmässigkeit durcheinander gewachsen und tragen nicht selten an Basis oder Spitze Pneumathoden. — Aber auch ganz gewöhnliche, in der Erde wachsende Seitenwurzeln von jungen *Phoenix*- und *Chamaerops*exemplaren zeigten sie in derselben anatomischen Ausbildung. Bei den Pandaneen endlich treten sie als ganz kleine Wärzchen, ähnlich denen von *Thrinax*, an den mächtigen Stützwurzeln auf; bezüglich ihres hier etwas abweichenden Baues muss auf unten verwiesen werden.

Physiologisches. — Die Pneumathoden sind also auf die verschiedensten Wurzeln vertheilt: einmal an ziemlich richtungslosen, scheinbar ganz gewöhnlichen Seitenwurzeln und dann an vertical aufwärts wachsenden. Da es nun ziemlich unwahrscheinlich ist, dass ein und dasselbe, hochdifferenzirte Organ an so verschieden gegen richtende Kräfte empfindlichen Achsen auftritt, so musste naturgemäss untersucht werden, ob wir keine Kraft kennen, die alle diese Vorkommnisse zugleich bewirkt haben könnte. Ist aber eine derartige Kraft nicht aufzufinden, so muss sich jedenfalls für die vertical aufwärts wachsenden Wurzeln eine Empfindlichkeit für Schwerkraft, Licht oder Feuchtigkeit etc. nachweisen lassen. Um diesen Fragen etwas näher zu treten, wurden die folgenden Versuche angestellt.

I. Zunächst wurde in eine Kiste von etwa 20 cm ins Geviert, deren Boden und Seitenwände durch mit schwarzem Papier beklebte Glasplatten vor einfallendem Licht geschützt waren, eine junge *Phoenix dactylifera* so eingepflanzt, dass ihre senkrecht aufwärts gewachsenen Luftwurzeln ganz von der Erde bedeckt waren; nachdem dann die Oberseite durch Pappstückchen verdunkelt war, wurde die Pflanze horizontal gelegt und die dem Lichte zugekehrte schwarze Glasplatte mit einer durchsichtigen vertauscht. Es sollte hiedurch etwaige heliotropische oder geotropische Empfindlichkeit unsrer Luftwurzeln nachgewiesen werden. Obwohl der Versuch im Dezember (1885) begonnen wurde, gedieh die Pflanze doch relativ gut, entwickelte einige neue Wurzeln, welche schon nach wenigen Wochen auf der jetzt untenliegenden Seite der Kiste anlangten; beim Umkehren derselben wuchsen aber auch sie wieder abwärts und zeigten sich also positiv geotropisch. So lag die Pflanze ein volles halbes Jahr, bis zum Juli 86, ohne die gewünschten Luftwurzeln zu bilden. Nachgraben ergab aber, dass an gewöhnlichen Seitenwurzeln Pneumathoden in grosser Menge gebildet worden waren. Unsere Versuchspflanze war also durch die neuen Cul-

[1]) In der folgenden Aufzählung sind mit S, K, H, F die Gewächshäuser zu Strassburg, Karlsruhe, Heidelberg und der Frankfurter Palmengarten als Fundorte deshalb besonders genannt, weil sich die angeführten Namen nur auf die an den betreffenden Orten so genannten Individuen beziehen, für richtige Bestimmung dagegen nicht garantirt werden kann.

turbedingungen veranlasst worden, ihre Athmungswurzeln nicht wie bisher an die Luft zu schicken, sondern sie gleichmässig im Erdboden vertheilt auszubilden. Die oben vermuthete Identität der Empfindlichkeit der so verschieden wachsenden Wurzeln wird hierdurch noch wahrscheinlicher; die Ausbildung der einen oder anderen scheint von äusseren Bedingungen abzuhängen. Sehen wir nun nach, inwiefern die Pflanze während des Versuchs andern äusseren Bedingungen ausgesetzt war, als vorher, so müssen wir diese in der verschiedenen Wasserzufuhr suchen: während nämlich unsere Palme früher täglich reichlich begossen worden war, wurde sie während des Versuchs ganz zufällig recht trocken gehalten. Hieraus scheint also hervorzugehen, dass das Auftreten der Luftwurzeln in irgend welcher Beziehung steht zu reichlicher Bewässerung, dass dagegen bei mässigem Begiessen die Pneumathoden sich unter der Erde bilden.

II. Um die Resultate des ersten Versuchs nochmals zu prüfen, wurde die Versuchspalme in der zweiten Hälfte des Juli in ihrer bisherigen Lage in das Bassin eines Warmhauses so eingesetzt, dass die Kiste eben vom Wasser bedeckt war, leider ging sie jedoch infolge dieser Behandlung zu Grunde. Besser ging es mit einer schon Mitte Juli in dasselbe Bassin gestellten zweiten *Phoenix dactylifera*. Schon nach 14 Tagen waren drei kräftige, Pneumathoden tragende Wurzeln über dem Wasserspiegel erschienen, und nach Verlauf zweier Monate war der ganze Topf über und über bedeckt mit diesen Gebilden, in einer Weise wie sie sonst nicht aufzutreten pflegen: jede vertical aufwärtswachsende Wurzel hatte etwa drei Pneumathoden gebildet, dann aber eine grosse Anzahl von ebenfalls Athmungsorgane tragenden Seitenwurzeln; die Durchlüftung des Wurzelwerks musste also hier eine ganz vorzügliche sein. Die Pflanze gedieh dabei ganz vortrefflich; einige starke Wurzeln waren bald am Grunde des Topfes angelangt und hoben nun beim Weiterwachsen die ganze Pflanze in die Höhe!

Was der erste Versuch nur wahrscheinlich machen konnte, das hat der zweite zur Gewissheit erhoben: das Wasser bewirkt die bestimmte Wachsthumsrichtung unserer Wurzeln.

Eine richtende Wirkung des Wassers ist nun in zwiefacher Weise denkbar; es könnte ein chemischer Reiz sein oder ein physikalischer (Hydrotropismus); allein es ist klar, dass auf solche Weise niemals das Herauswachsen eines Organs aus dem Wasser erklärt werden kann. Somit kann also die directe Einwirkung des Wassers in keinem ursächlichen Zusammenhang mit der Richtung unserer Wurzeln stehen; dagegen fällt es leicht, sie auf eine indirecte Wirkung derselben zurückzuführen.

Das beim Begiessen einer Pflanze zugeführte Wasser verdrängt nämlich eine grosse Menge von Luft aus dem Erdboden; je feuchter ein solcher gehalten wird, desto luftarmer muss er sein. Mit dieser, die Menge und Vertheilung der Luft modificirenden Wirkung des Wassers hängen nun offenbar die an den Wurzeln beobachteten Verschiedenheiten der räumlichen Orientirung zusammen. Seit Molisch's Untersuchungen »über die Ablenkung der Wurzeln von ihrer normalen Wachsthumsrichtung durch Gase«[1]) wissen wir ja, dass auf Wurzeln durch ungleichmässige Vertheilung von Gasen ein richtender Einfluss ausgeübt wird, dass sie insbesondere dem sauerstoffreichen Ort zuwachsen und den sauerstoffarmen fliehen. Die Annahme einer solchen, von ihrem Entdecker Aërotropismus genannten Eigenschaft für unsere Palmenwurzeln erklärt die angestellten Versuche in durchaus befriedigender Weise. Im ersten war die sauerstoffhaltige Luft in dem lockeren, trockenen Boden ziemlich gleichmässig vertheilt, so dass also die aërotropischen Wurzeln von keiner Seite her eine Ablenkung von ihrer Wachsthumsrichtung erfahren hatten. Im zweiten Versuch dagegen war der wenige Sauerstoff, den das Wasser nicht aus der Erde vertrieben hatte, bald von dem Wurzelwerk verathmet worden, neue Luft konnte hauptsächlich aus der Atmosphäre von oben her der Pflanze zugeführt werden, die Wurzeln waren also nach dieser Sauerstoffquelle hingewachsen, ihre scheinbare negativ-geotropische Empfindlichkeit ist Aërotropismus.

Aber auch das natürliche Vorkommen der Athmungsorgane tragenden Wurzeln lässt sich durch Aërotropismus erklären; das Aufwärtswachsen derselben, oder ihr Erscheinen auf der Unterseite der grossen, schlecht durchlüfteten und stark begossenen Kübel; ihr

---

[1]) Sitzungsberichte der k. k. Akademie der Wissenschaften. Math. nat. Classe, Bd. XC. Juli 1884.

massenhaftes Auftreten gegen den Rand des Topfes zu; ihre radiäre Vertheilung an den in der Luft befindlichen Wurzeln (*Thrinax* etc.); dann schliesslich ihr ganz unregelmässiges Vorkommen in der Erde bei kleinen, besser durchlüfteten Töpfen. Dass auch die von Göbel als negativ geotropisch betrachteten Luftwurzeln von *Sonneratia* und *Avicennia* aërotropisch sind, ist der Analogie mit dem zweiten Versuche nach sehr wahrscheinlich, halten sich doch auch diese Pflanzen in einem sauerstoffarmen Schlammboden auf.

Es galt nun noch die von Molisch für verschiedene Keimpflanzen direct bewiesene, und für andere Pflanzen wahrscheinlich gemachte aërotropische Empfindlichkeit bezüglich ihres Vorkommens bei Palmenwurzeln einer experimentellen Prüfung zu unterziehen, eine Aufgabe, welche namentlich aus zwei äusseren Gründen grosse Schwierigkeiten bot: einmal nämlich fielen die betreffenden Versuche in die allerungünstigste Jahreszeit (November, Dezember), und dann stand zu derartigen Zwecken nur eine geringe Anzahl von Palmen zu Gebote. Gegen eine aërotropische Empfindlichkeit sprach keiner der angestellten Versuche, direct für eine solche nur ein einziger. Auf die Beschreibung desselben soll hier umsomehr verzichtet werden, als ich hoffe zu günstiger Jahreszeit und mit reichlicherem Material die ganze Frage nochmals aufnehmen zu können.

Sind nun diese aërotropischen Athmungsorgane nur ein Product der Kübelcultur, oder finden sie sich auch in der freien Natur?, das ist nun noch eine Frage von einiger Wichtigkeit. — Wie schon eingangs bemerkt wurde, hat Göbel in Buitenzorg aufwärtswachsende Palmenwurzeln beobachtet, und da nach gefälliger Mittheilung des Herren Grafen zu Solms-Laubach Kübelpflanzen dort überhaupt nicht vorhanden sind, so wäre also ein Aufwärtswachsen der Palmenwurzeln in natura constatirt. Allein es fehlt der Nachweis der Pneumathoden. Jedenfalls scheint aber ein Vorkommen solcher Wurzeln in den Tropen selten zu sein, da unsres Wissens sonst in der Litteratur ihrer keine Erwähnung gethan wird; immerhin ist damit das Vorkommen der Athmungsorgane in der Erde durchaus nicht unwahrscheinlich gemacht. Leider konnten Exemplare, welche nicht im Topf gewachsen waren, hier nicht untersucht werden. Aber selbst wenn trockene Standorte liebende Palmen in ihrer Heimath gar nie Pneumathoden bilden, so haben wir doch keinen Grund die bei der Kübelcultur auftretenden als eine abnorme und pathologische Erscheinung aufzufassen, denn eine grosse Anzahl von Palmen trägt bei uns sogar Blüthen und Früchte, gedeiht also sehr gut; vielmehr müssen wir dann die Palmen als sehr anpassungsfähige Gewächse betrachten, deren sauerstoffliebende Wurzeln auch in schlecht durchlüftetem Boden die zur Erhaltung des Lebens nothwendigen Gase sich zu verschaffen wissen.

Ehe wir nun zu den analogen, bei anderen Pflanzen vorkommenden Athmungsorganen übergehen, welche geeignet erscheinen, die hier angenommene aërotropische Empfindlichkeit noch wahrscheinlicher zu machen, mögen noch einige anatomische und entwickelungsgeschichtliche Daten über die der Palmen, hier Platz finden. —

Anatomisches. Als Untersuchungsobject für das Folgende dienten *Phoenix*arten, insbesondere *Ph. dactylifera*. An ihrer Basis (Fig. 2 bei b) hat die Luftwurzel den typischen Bau einer monocotylen Wurzel: (Fig. 5) das centrale Gefässbündel, dessen Ausbildung uns hier nicht weiter interessirt, wird durch die Endodermis von der Rinde getrennt. Letztere besteht aus rundlichen Parenchymzellen, die zwischen sich ziemlich kleine, drei- oder viereckige Intercellularen bilden. Ausser dieser birgt die Rinde auch noch sehr viel beträchtlichere, radial gestreckte Lufträume, welche durch Auseinanderweichen und gleichzeitiges Verschrumpfen einer Anzahl von Zellen entstehen (J, Fig. 5). Ab und zu, wenigstens an stärkeren Wurzeln, wird das Parenchym von langen, fest mit einander verbundenen und stark verdickten Sklerenchymfasern durchsetzt (skl.). Die Peripherie des Organs nehmen verholzte, ziemlich englumige, zu einem hypodermalen Ring (sk) zusammenschliessende Fasern ein, welche nur noch durch 3—4 ebenfalls lückenlos verbundene Parenchymzellen von der Epidermis getrennt werden. Diese zeichnet sich durch ihre verdickten und manchmal gebräunten Aussenwände aus.

Legt man dagegen den Querschnitt durch die weisse, mehlige Stelle (Fig. 2, bei Lt.) der Wurzel, so bietet sich ein ganz anderes Bild dar (Fig. 4). Das Gefässbündel hat weder Bau noch Ausdehnung verändert. Im Rindenparenchym sind die langgestreckten Intercellularen fast ganz verschwunden. Ebenso

fehlt aber auch vollständig Epidermis und der hypodermale Sklerenchymring. Statt ihrer nehmen die Peripherie des Organs stark verdickte, häufig tangential getheilte Sklerenchymzellen (sk. Fig. 4) ein, auf welche nach aussen dünnwandigere folgen, die durch eigenthümliche Prominenzen auf der Membran und durch ihre lockere Verbindung sofort auffallen (s, Fig. 4). Erstere mögen als Sklerenchymschicht bezeichnet werden, während Schwammschicht für die zweiten eine passende Bezeichnung sein dürfte.

Die Zellen der Sklerenchymschicht müssen nach de Bary's Nomenclatur[1]) als »kurze Sklerenchymelemente« bezeichnet werden. Sie sind nämlich rundliche, oder in der Richtung der Längsachse der Wurzel gestreckte Gebilde, die anstatt protoplasmatischen Inhalts Luft führen. An ihrer Membran erkennt man schon ohne Anwendung von Reagentien eine stärker lichtbrechende Schale (l, Fig. 10), welche an den Stellen des Zusammenhangs zweier Zellen in die Mittellamelle übergeht, und eine dickere, secundäre, schwächer lichtbrechende (m, Fig. 10), welche nicht selten von Tüpfeln (8,t) durchsetzt wird. Die erstere zeichnet sich durch sehr starke Verholzung aus, während die innere zwar mit Chlorzinkjod gelb wird, sich in Jod und Schwefelsäure nach kurzer Gelbfärbung quellend löst, aber mit Phloroglucin und Salzsäure keine Holzreaction anzeigt. Sie muss mit einer von der Holzsubstanz verschiedenen, aber auch im Schultze'schen Macerationsgemisch und in kochender Kalilauge löslichen Substanz durchtränkt sein, denn nach kurzer Behandlung mit diesen Reagentien wird durch Chlorzinkjod reine Cellulosereaction an ihr hervorgerufen. Dass diese eingelagerte Substanz auch nicht etwa Suberin ist, geht aus dem Ausbleiben der so charakteristischen Höhnel'schen Reactionen hervor. Wir haben es also hier mit keiner der typischen Zellstoffmodificationen zu thun. Die zwischen den einzelnen Sklerenchymelementen auftretenden Zwickel, deren Gestaltsverschiedenheiten wohl am besten aus Fig. 8 und 10, zw. hervorgehen, erscheinen an Alkoholmaterial auf den ersten Blick vollständig ausgefüllt von einer stark lichtbrechenden und verholzten Substanz. Auf dünnen Querschnitten (Fig. 8, 10) und mit starker Vergrösserung erkennt man aber auf's Deutlichste, dass zwischen der Füllmasse und der Zellmembran sehr häufig ganz schmale Spalten sichtbar sind, welche am frischen Object Luft führen. Bringt man einen nicht zu dünnen Querschnitt von lebendigem Material sofort in verdünntes Glycerin, so entweicht nur wenig Luft; man sieht alsdann die Intercellularräume der Rinde, der Sklerenchym- und Schwammschicht angefüllt mit der schwarz erscheinenden Luft. Dabei kann man sich leicht von der Continuität des luftführenden Systems überzeugen. Die Lichtbrechungsverhältnisse machen es aber meist unmöglich zugleich auch die Füllmassen zwischen dem Sklerenchym zu sehen; doch treten dieselben sofort wieder hervor, wenn man die Luft durch Alkohol verjagt. In Fig. 9 ist ein jüngerer Zustand der Sklerenchymschicht dargestellt; man sieht deutlich, dass die Zwickel der Mittellamelle angehören und mit der übrigen Zellmembran noch fest verbunden sind; ob die später erfolgende Lostrennung durch Wachsthum der Membranen, oder aber durch Kleinerwerden der Zwickel erfolgt, konnte nicht entschieden werden, weil die verschiedene Grösse der fertigen Gebilde eine Lösung der Frage durch Messung unmöglich macht. Uebrigens verharren die am oberen Ende unserer Organe gelegenen Sklerenchymschichten auf einem dem eben geschilderten jugendlichen, entsprechenden Zustand, d. h. ihre Zwickel lösen sich nie los und Luft kann hier nicht durchpassiren. Aber auch an den best ausgebildeten Sklerenchymschichten sind die beschriebenen, intercellularen Spalten sehr eng; dass sie aber nichts desto weniger einen Gasaustausch ermöglichen, der von Bedeutung sein kann, geht aus den oben mitgetheilten Druckversuchen hervor. Zeigten doch diese, dass das Sklerenchym dem Durchgang von Luft weniger Hindernisse in den Weg legt, als manche Lenticelle. Die Pneumathoden erreichen oft bedeutende Grössen; so findet sich bei *Livistona* oft eine weisse Schicht von einer Länge bis zu 4 cm vor; freilich ist diese dann nicht auf ihrer ganzen Oberfläche für Luft durchgängig, da, wie oben schon erwähnt wurde, die obersten Sklerenchymzellen keine Luftinterstitien ausbilden; manchmal findet sich sogar ein derartiges Sklerenchym in grösserer Ausdehnung, als das für Luft durchgängige, so waren z. B. an einer 3,2 mm langen Pneumathode von *Phoenix spinosa* 2,4 mm, also gerade drei Viertel der ganzen Aus-

[1]) Vrgl. Anatomie, S. 134.

dehnung, von ihm bedeckt. Das scheint aber nur selten vorzukommen.

Nachzutragen ist noch eine für das Sklerenchym charakteristische Eigenschaft, das Auftreten von tangentialen Theilungen, die angelegt werden, ehe die Membranverdickung beginnt, aber zu keiner Trennung der Zellen führt; viele Zellen sind deshalb durch eine oder zwei Wände gefächert (Fig. 8, bei t.). Auch in dem nach innen auf das Sklerenchym folgenden Parenchym sind derartige Theilungen keine Seltenheit. Dass dabei auch nachträglich Wandverdickung auftreten kann, zeigt die Zelle x, Fig. 8, die ja offenbar die vordere Hälfte einer ursprünglichen Parenchymzelle darstellt. Im übrigen aber ist das dünnwandige, Plasma- und Kern führende Parenchym von dem luftführenden Sklerenchym scharf geschieden; auch sind in ersterem die Intercellularen nie mit einer Füllmasse versehen.

Weniger scharf markirt ist der Uebergang des Sklerenchyms in die Schwammschicht; vielmehr ist er ein ganz allmählicher, indem die äussersten sklerenchymatischen Zellen nur noch locker zusammenhängen (Fig. 8, s) und die charakteristischen Erhabenheiten der Schwammzellen erhalten. Diese sind im Querschnitt rundlich, im Längsschnitt (Fig. 6) dagegen etwas länglich. Wo sie mit ihren Nachbarzellen zusammenhängen, sind sie meist ein wenig verjüngt, so dass sie, wenn ein solcher Verband nach verschiedenen Richtungen stattfindet, eine etwas sternförmige Form erhalten können (7). Als Inhalt führen sie immer Luft, welche zusammen mit der in den Intercellularen enthaltenen die weisse Färbung der Pneumathode im auffallenden Lichte bedingt. Ihre Membran ist nicht stark verdickt, aber total verholzt; aussen sitzen ihr die schon erwähnten kleinen Höckerchen auf, die von verschiedener Gestalt sein können. Die grösseren (6, a, b) sind kuglig oder etwas langgestreckt und zeigen dieselben Reactionen wie die Zwickel zwischen den Sklerenchymzellen; bei einem Vorkommen wie 6, b ist auch dieselbe Entstehung für sie wahrscheinlich. Anders scheint es mit den kleinen, viel reichlicher auftretenden, punkt- oder stäbchenförmigen Erhabenheiten zu sein. Diese sind ihrer chemischen Beschaffenheit nach weder reine, noch modificirte Cellulose, sie werden selbst nach vorheriger Anwendung der verschiedensten Reagentien mit Chlorzinkjod nie blau. In kochender Kalilauge sind sie unlöslich, dagegen verschwinden sie nach längerem Liegen in chlorsaurem Kali und Salpetersäure. Demnach sind es keine Cuticulargebilde, mit denen sie sonst am meisten Aehnlichkeit haben. Ebenfalls ähnlich sind sie dann ferner den von Luerssen[1]) entdeckten und von Schenk[2]) neuerdings entwickelungsgeschichtlich verfolgten Stäbchen der Intercellularen von Marattiaceen. Structur und Entwickelung bei den Palmen zu verfolgen, war wegen ihrer geringen Grösse nicht möglich.

Die bisherige anatomische Schilderung der Pneumathoden bezog sich auf die starken Exemplare von *Phoenix dactylifera*.

Ganz denselben Bau zeigen andere *Phoenix*-arten und *Livistona*, natürlich abgesehen von ganz untergeordneten anatomischen Differenzen, wie z. B. verschiedene Vertheilung krystallführender Zellen, oder das Vorkommen zerstreuter sklerotischer Zellen im Parenchym etc. Dagegen sind die an den dünneren Wurzeln von *Phoenix dactylifera* entstandenen Pneumathoden dadurch von allen anderen verschieden, dass ihnen die Sklerenchymschicht fehlt und an das Rindenparenchym direct die Schwammschicht anstösst. Nur von solchen gelang es mehrere junge Zustände zu finden, aus denen die folgenden entwickelungsgeschichtlichen Thatsachen hervorgingen.

Die Anlage der Pneumathoden findet aus dem primären Meristem des Vegetationspunktes statt; eine secundäre Bildung derselben, wie sie für die Lenticellen charakteristisch ist, wurde nie beobachtet. Der Vegetationspunkt einer aërotropischen Wurzel weicht von dem einer gewöhnlichen nicht ab. Von dem undifferenzirten Meristem, das von der Wurzelhaube bedeckt ist, hebt sich bald die Epidermis als distincte Schicht ab; zugleich entstehen die Initialen für das Gefässbündel und für die Sklerenchymstränge, sowohl für hypodermale als rindenständige. Entsteht an einem solchen Vegetationspunkt eine Pneumathode, so zeichnet er sich schon äusserlich durch eine bedeutende Anschwellung aus (Fig. 16), welche durch Vermehrung von Anzahl und Volum der äusseren Rindenzellen gebildet wird, während das Gefässbündel keinen Antheil daran hat. —

Als Beispiel mögen die folgenden von *Phoe-*

---

[1]) Bot. Ztg. 1873. S. 641.
[2]) Ber. d. D. bot. Ges. 1886. Heft 3.

nix dactylifera genommenen Zahlenangaben dienen; an stärkeren Wurzeln ist die Anschwellung weniger deutlich.

	an der Anschwllg.	unter ders.
Durchmesser des Gefässbündels:	0,096 mm	0,096 mm
Durchmesser der ganzen Wurzel:	0,934 mm	0,544 mm
Zahl der auf einem Durchmesser liegenden Parenchymzellen	28	20

Längsschnitte und Querschnitte (Fig. 15) durch derartige Stadien zeigen an der Stelle wo unter gewöhnlichen Umständen hypodermaler Faserring und Parenchym entstehen würde, in den etwas längsgestreckten und prosenchymatischen Charakter aufweisenden Zellen zahlreiche der Oberfläche des Organs parallele Theilungen (t, Fig. 15). Die so entstandenen Zellen runden sich zunächst etwas ab und folgen dann der weitren Streckung des Organs offenbar nur durch intercalares Wachsthum, wobei sie dann die für die Schwammzellen charakteristischen, oft fast sternförmigen Gestalten annehmen. Zwischen ihnen finden sich grosse Intercellularen, ihre Wand trägt schon die oben geschilderten Knötchen. Das Parenchym der Rinde hat während dieser Vorgänge an seinen peripherischen Zellen tangentiale Theilungen erhalten. Von diesem Stadium giebt Fig. 16 eine schwach vergrösserte Darstellung. Hat dann die Anlage etwa den doppelten Durchmesser oder mehr der übrigen Wurzel erreicht, so wird die Epidermis zersprengt, da sie offenbar dem Druck von innen nicht widerstehen kann, und ist bald vollständig verschwunden (Fig. 3). Manchmal findet sich zu dieser Zeit das obere Ende der Pneumathode noch von der Wurzelhaube bedeckt. Die Epidermis bleibt übrigens am oberen und unteren Ende des Gebildes stehen und zeigt, wie überhaupt wohl immer an der ganzen Anlage, gegenüber ihrer sonstigen Structur ausserordentlich zarte Wände, ein Umstand, der beim Zerreissen jedenfalls sehr in Betracht kommt (Fig. 3 und bes. Fig. 14, ep und ep').

Auf dem Querschnitt durch eine fertige Pneumathode — wenigstens wenn dieselbe klein ist und kein Sklerenchym besitzt — fallen die in den peripherischen Parenchymzellen aufgetretenen Tangentialtheilungen so sehr in die Augen, dass man leicht auf die Vermuthung kommen könnte, dieselben stellten ein mehrschichtiges, Schwammzellen bildendes Cambium dar. Da sich indess keinerlei Uebergänge zwischen Parenchym- und Schwammzellen nachweisen liessen, so muss die Vermuthung als unbegründet aufgegeben werden. — Bei den stärkeren Pneumathoden, wo die Sklerenchymschicht die Unterlage für die Schwammzellen bildet, ist ohnedies an eine Neubildung letzterer nicht zu denken, weil erstere luftführend, also keiner weiteren Veränderung mehr fähig sind. Somit dürften wohl secundäre Veränderungen bei diesen Athmungsorganen nicht vorkommen.

Sehr wahrscheinlich finden sie sich dagegen bei *Chamaedorea*, *Thrinax* und den andren Formen, welche die warzenförmigen allseitig von ihrer Mutterwurzel abstehenden Pneumathoden besitzen; auch sie besitzen keine Sklerenchymschicht, dagegen eine meist sehr mächtige Lage von Schwammzellen. Es war nun auffallend, dass jedes untersuchte Exemplar eine andere Zahl von Parenchymzellen auf einem Radius liegen hatte; ein ganz altes oben abgestorbenes zeigte sogar nur Schwammzellen um das Gefässbündel. Die auch hier in den nach innen auf die Schwammzellen folgenden Parenchymzellen auftretenden tangentialen Theilungen deuten darauf hin, dass hier nach vorheriger Theilung eine Umwandlung des Parenchyms zu punktirten Zellen stattfindet, und dass dieser Process centripetal weiterschreitet. Auch die in den Schwammzellen eingestreuten Sklerenchymstränge weisen darauf hin, dass hier secundäre Veränderungen stattgefunden haben.

Durch das Fehlen der Sklerenchymschicht sind diese Wurzeln zwar in hohem Grade für Luft durchlässig, aber auch jedenfalls ihren zerstörenden Einflüssen sehr ausgesetzt; damit mag es wohl auch zusammenhängen, dass ihre Vegetationspunkte sehr bald sich bräunen, absterben und abfallen, und dass die Würzelchen so klein bleiben. Aber auch bei den grösseren Luftwurzeln von *Phoenix* und *Livistona* scheint das Wachsthum nur ein sehr beschränktes zu sein, und man findet sehr häufig die Vegetationspunkte abgestorben. Grössen von 1,5 m wie sie Göbel für die aërotropischen Wurzeln der *Sonneratia* angiebt, erscheinen uns riesenhaft gegenüber den bei Palmen beobachteten Vorkommnissen. Das langandauernde Längenwachsthum bei genannter Pflanze wird jedenfalls in hohem

Grade begünstigt durch die Verkorkung der die zarten Zellen des Vegetationspunkts vor Vertrocknung schützenden Wurzelhaube; derartige Schutzvorrichtungen fanden sich bei den untersuchten Palmen nicht.

Pandaneen. Es erübrigt noch auf die Pneumathoden der Pandaneen einzugehen. Abgeschlossene Resultate konnten hier nicht erhalten werden, weil das Material zu spärlich vorhanden war. Ein Querschnitt eines von *Pandanus furcatus* stammenden Exemplars zeigte sich als in allen wesentlichen Punkten mit *Phoenix* übereinstimmend. *Pandanus pygmaeus* dagegen zeigte unter den Schwammzellen mehrere continuirliche Schichten kurzer, bis fast zum Verschwinden des Lumens verdickter Zellen, zwischen denen Intercellularen nicht zu entdecken waren. Ihre ganz regelmässige Anordnung liess auf gemeinsame Entstehung aus einem Cambium schliessen. Nähere Untersuchung zeigte, dass es sich um Korkzellen handelte. In wieweit nun ein derartiges Vorkommen normal ist oder nicht, muss dahingestellt bleiben.

II.
Saccharum und Cyperus.

Es ist allgemein bekannt, dass die vegetativen Organe der Pflanzen in ihrer Ausbildung weniger durch die natürliche Verwandtschaft, als durch Klima, Standort etc. kurz von äusseren Einflüssen bestimmt werden. So darf es uns nicht wundern, dass dieselben äusseren Umstände, nämlich der Sauerstoffmangel, auch bei den den Palmen systematisch nicht besonders nahe stehenden Gramineen und Cyperaceen ganz ähnlich gebildete Athmungsorgane entstehen liessen, die zunächst für *Saccharum officinarum* beschrieben werden sollen.

Als diese Pflanze im letzten Sommer in ihrer Kiste in das Bassin eines Warmhauses gestellt worden war, trieb sie schon nach wenigen Wochen starke Wurzeln, welche auf dem etwa 2 cm unter dem Wasserspiegel befindlichen Substrat hinkrochen und neben normalen, in die Erde eindringenden und verzweigten Seitenwürzelchen auch noch andere, vertical aufwärtswachsende producirten. Dieselben entstanden sowohl auf der Oberseite der Wurzel, als auch auf den Flanken und erreichten im letzteren Fall durch eine basale Krümmung ihre Verticalstellung. Diese Gebilde waren im Allgemeinen nicht über 5 cm hoch und trugen etwas unter der Spitze eine auf wenige mm sich erstreckende Anschwellung, die bei den kräftigsten Exemplaren etwa das Doppelte der normalen Wurzeldicke betrug. Verzweigungen traten nicht oft auf, in den untersuchten Fällen durchgehends nur bei Verletzung des Vegetationspunkts der Hauptwurzel. Auch diese Seitenzweige trugen oft wieder die Anschwellung.

Betrachtet man eine derartige Luftwurzel unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung, so fällt sofort auf, dass die Epidermiszellen, welche sonst fest untereinander verbunden sind, an den Anschwellungen vielfach auseinandergerissen sind. Zwischen ihnen hindurch führen lange Spalten ins Innere der Wurzel. Dieselben sind an solchen Oberflächenansichten durch anhaftenden Schmutz und Algen ausgekleidet, so dass man nur selten die Rindenzellen zwischen der aufgerissenen Epidermis erblickt. Fig. 20 stellt diesen Fall für *Cyperus textilis* dar, könnte aber gerade so gut von *Saccharum* stammen. Genaueren Einblick in die Structur dieser Gebilde erhält man erst durch Vergleichung der Querschnitte der Wurzel aus verschiedenen Regionen.

Die Mitte der horizontal verlaufenden Wurzel wird von einem radialen Gefässbündel eingenommen, dessen Mitte einige sklerenchymatische Elemente zeigt. Hiervon durch die stark verdickte Endodermis getrennt, folgen in deutlich radialer Anordnung runde Parenchymzellen, die anfangs nur kleine Intercellularen zwischen einander aufzuweisen haben. Bald aber verbinden nur noch 1—3 Zellen breite Streifen in radialer Richtung den Gefässbündelcylinder mit der Aussenrinde, während die stark verzerrten oder zerrissenen Wände abgestorbener Zellen die grossen lysigenen Lufträume zwischen denselben durchziehen. Die darauf folgende 2 bis 3 Zelllagen starke Aussenrinde besteht aus starken, verholzten Elementen, welche unter einander und mit der Epidermis lückenlos verbunden sind. Die Zellen der letzteren sind ziemlich unregelmässig, oft verschrumpft und ohne deutliche Cuticula; an älteren Wurzeln fehlen sie oft ganz. Von dieser ihrer Mutterwurzel unterscheidet sich die vertical wachsende Seitenwurzel nur wenig: In der Mitte des Gefässbündels sind je nach Stärke des Exemplars 1—3, von zarten Zellen umsäumte Intercellularen aufgetreten. Die Endodermis ist weniger verdickt, die lysigenen Intercellularen haben an Ausdehnung abge-

nommen und nehmen nach oben hin immer mehr ab, bis schliesslich direct unter der Anschwellung zwischen Gefässbündel und Aussenrinde, welche hier etwas lockerer verbundene Zellen zeigt, nur noch rundliches Parenchym vorhanden ist. Geht man nun mit den Querschnitten noch weiter, so treten bald in der Epidermis die bekannten Risse auf, welche auch die Aussenrinde durchsetzen (Fig. 17, L). Tiefe Lufthöhlen gehen oft bis nahe an das Gefässbündel in die Rinde hinein. Das Zerreissen der Epidermis hat, ohne Verletzungen der einzelnen Zellen, in deren Mittellamelle stattgefunden; nichts destoweniger sterben die äussersten derselben doch bald ab; die Membran der an die Luft grenzenden Zellen zeigt Holzreaction und wird bald gebräunt. Gegen Ende des Herbstes war diese Bräunung auf alle Zellen der Querschnitte übergegangen, in den Gefässen traten braune Massen auf, die Gebilde starben ab. — Die Zerreissung der äusseren Zellschichten und das Auseinanderweichen des Parenchyms wird übrigens lediglich durch Wachsthum des letzteren bedingt, das Gefässbündel hat keinen Antheil daran.

Gerade wie bei den Palmen ist also auch hier, durch Zersprengen der Epidermis, die Continuität zwischen der Atmosphäre und den Intercellularen der Wurzelrinde hergestellt. Wir müssen also auch diese Gebilde als Athmungsorgane auffassen; ebenfalls nach Analogie der Palmen werden wir sie nicht als negativ geotropisch, sondern als positiv aërotropisch zu betrachten haben, und ihr Auftreten bei der Wassercultur auf den Sauerstoffmangel zurückführen.

Ganz ähnliche Erscheinungen traten auch an in ihren Töpfen in dasselbe Warmhaus-Bassin eingestellten Exemplaren von *Cyperus textilis* auf. Derselbe bildete an horizontal schwimmenden langen Wurzeln theils die gewöhnlichen, meist verzweigten, theils aber auch aërotropische, vorzugsweise dorsal stehende Seitenwurzeln aus, welche nur beim Absterben des Vegetationspunktes sich verzweigten. Sie sahen mit ihrer starken Anschwellung unter der etwas gekrümmten Spitze (Fig. 11) einer Mooskapsel nicht unähnlich. Im Uebrigen bietet ein genaueres Eingehen auf ihre Anatomie nichts Neues, es wäre das nur eine Wiederholung des bei *Saccharum* Gesagten. Erwähnt sei nur, dass von einzelnen Athemhöhlen wie bei jenem hier oft nicht mehr gesprochen werden kann, da der ganzen Anschwellung entlang nicht selten die Epidermis vollständig fehlt und Vertiefungen, die ins Parenchym hereinragen, auch nicht vorhanden sind (19). Das letztere hat sich nach verschiedenen Richtungen verschieden stark ausgedehnt, und ist vielfach an der Peripherie verschrumpft (19, v). —

Das Auffällige an diesen Athmungsorganen ist, dass sie nur an im Wasser cultivirten Landpflanzen auftreten, dass dagegen unsere einheimischen Sumpf oder Wasser bewohnenden Cyperaceen und Gramineen durchweg ohne derartige Organe gefunden wurden. Es ist interessant, dass die Landpflanzen, welche gewöhnlich im Laboratorium zu Wassercultur benutzt werden, in der anatomischen Structur ihrer Wasserwurzeln sich ausserordentlich den echten Wasserpflanzen nähern, was sich namentlich in der Bildung grosser Intercellularen kund giebt[1]). Besondere Athmungsorgane scheinen auch bei ihnen nicht vorzukommen, doch ist zu erwarten, dass solche noch bei anderen Pflanzen gefunden werden, wenn man sie der Wassercultur unterwirft. Bis jetzt gelang es nur, sie noch bei einer Dicotyle aus der Familie der Cucurbitaceen aufzufinden.

III.
Luffa amara Roxbgh.

Ein Exemplar dieser Pflanze wuchs hier in Erde neben dem Aquarium eines Warmhauses und bildete sehr zahlreiche Luftwurzeln[2]), die meistens nach einiger Zeit ihr Wachsthum einstellten, wenn sie nicht in Erde oder Wasser gelangten. Das letztere geschah mit einer einzigen Wurzel, mehrere andere wurden künstlich hineingebracht. Die im Wasser rapid wachsende Wurzel — nach 10tägigen Messungen ergab sich für eine solche ein durchschnittlicher Längenzuwachs

---

[1]) Persecke, Ueber die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser. Leipzig 1877.

[2]) Die Pflanze, welche sich durch ihre kleineren Früchte leicht von der nahe verwandten *Luffa cylindrica* unterscheiden lässt, war im hiesigen Garten nur durch ein einziges Exemplar vertreten, welches nach Cogniaux (Decandolle, Monographiae III, *Cucurbitaceae*) und Naudin (Ann. d. sc. nat. Sér. IV, tom. 12, 1859) als *L. amara* bestimmt wurde. — Die für unsere Pflanze so charakteristischen Luftwurzeln finden bei keinem der genannten Autoren Erwähnung. *L. cylindrica*, welche hier direct neben *amara* cultivirt wurde, konnte nicht einmal durch Einlegen ihrer Zweige in Wasser zur Bildung von derartigen Wurzeln veranlasst werden.

von 4 cm pro Tag — bildet bald ein reich verzweigtes unter dem Wasserspiegel schwimmendes System starker, spongiöser Wurzeln und Seitenwurzeln, an denen vertical aufwärtsstrebende, glänzend weisse Nebenwurzeln sofort auffallen und als Athmungsorgane zu erkennen sind. Gehen wir zunächst auf die Veränderungen ein, welche die anatomische Structur der Wurzel durch Anpassung an das Wasserleben erleidet. Dieselben betreffen nicht das Gefässbündel, sondern lediglich die Rinde. Diese wird in der Luftwurzel von rundlichen, chlorophyllführenden Zellen gebildet, die nur kleine Intercellularen zwischen einander frei lassen und aussen von einer Epidermis bedeckt werden, die keinerlei Besonderheiten darbietet. Sowie aber die Wurzel ins Wasser kommt, schwillt sie so mächtig an, dass die Epidermis zersprengt wird. Die Rinde wird dabei so locker und spongiös, dass man sie nur an ganz dicken Schnitten in continuo studiren kann. Da zeigt sich denn, dass sie aus der Längsaxe des Organs parallelen, schlauchförmigen Zellreihen besteht, deren gegenseitiger Verband durch einen radialen, centrifugal von jeder Zelle ausgehenden Fortsatz bewirkt wird. Die einzelne Zelle hat aber die Form eines liegenden ⊢, dessen Querbalken länger ist als der Fuss; letzterer tritt stets mit der nächst äusseren Zelle in Verbindung (vergl. das Schema Fig. 12). Die peripherischen Zellen erhalten keine Ausstülpung, sondern sind etwas fester mit einander verbunden. Die nur schwach entwickelte Epidermis wird, wie schon erwähnt, durch das mächtige Anschwellen des Rindenkörpers vollständig zerfetzt. Man kann sich leicht davon überzeugen, dass die Wurzel beim Eintritt ins Wasser ihren seitherigen positiven Geotropismus nicht aufgiebt; vielmehr sind die Vegetationspunkte sämmtlich nach unten gekrümmt, und erst die ausgewachsenen biegsamen Theile werden durch ihr geringes specifisches Gewicht bis direct unter die Wasseroberfläche gehoben.

Von dieser Hauptwurzel gehen nun allseits Seitenwurzeln ab, die je nach ihrer Grösse eine verschieden starke Ausbildung der Rinde zeigen. Auch auf der Dorsalseite wachsen kleine Würzelchen hervor, welche an der Luft zu Grunde gehen; ausser ihnen aber sind hier die als Athmungsorgane dienenden, kurzen, dicken Wurzeln; aber auch seitlich entstandene kommen durch Aufwärtsbiegen über die Wasseroberfläche. In ihrem anatomischen Bau erinnern diese wieder an die Hauptwurzel: die Structur der Rinde ist nur etwas unregelmässiger als dort, die Epidermis ist vollständig zerstört. Dadurch sind sie natürlich für Luft sehr gut durchgängig, doch dürften sie hier wohl nicht nur der Athmung dienen, sondern auch der Assimilation. Die Wurzeln haben zwar in der Rinde kein Chlorophyll mehr ausgebildet, wie in der Luft, dagegen ist solches im Parenchym des Gefässbündels reichlich vorhanden.

Bei dem starken Wachsthum, das diese Wurzeln zeigten, ist das Vorkommen von Athmungsorganen bei ihnen jedenfalls von grosser Bedeutung. Erwähnt mag noch werden, dass sie erst in der Entfernung von cc. 1 m (von ihrem Eintritt ins Wasser an gerechnet) diese Athemwurzeln producirten. Dasselbe hat Göbel bei den Luftwurzeln der *Sonneratia* beobachtet[1]).

Hier mag noch das Verhalten eines *Cissus* spec. erwähnt werden, der im Victoriahaus der Gr. Gewächshäuser zu Karlsruhe ganz ähnlich wie die eben beschriebene *Luffa* lange Luftwurzeln bildete. Kamen diese ins Wasser, so verzweigten sie sich ausserordentlich reich, aber sie schickten weder Athmungsorgane an die Luft, noch zeigten sie im anatomischen Bau in den beiden Medien irgend welche Verschiedenheiten. Ja sie bildeten sogar an stärkeren Theilen ganz normale Lenticellen unter Wasser, die durch Aufquellen ihrer Füllzellen sehr gross erschienen. Die ganze Pflanze sowohl, wie das Wurzelwerk gediehen dabei vortrefflich. Man sieht daraus, wie sehr man sich hüten muss, Anpassungen, wie die bei *Luffa* geschilderten, als einzig und allgemein zweckmässige hinzustellen; unser *Cissus* zeigt, dass Landwurzeln auch ohne Athmungsorgane zu bilden im Wasser leben können!

Es ist, wie oben schon hervorgehoben wurde, sehr wahrscheinlich, dass mit der Zeit noch manche mit Athmungsorganen versehene Wurzeln aufgefunden werden. Von in der Litteratur erwähnten Erscheinungen glaube ich die von Martins[2]) zuerst geschilderten, und als Schwimmapparate gedeuteten Wurzeln der *Jussieua*arten zum Theil wenigstens als solche Athmungsorgane auffassen

[1]) l. c. S. 255.

[2]) Mémoires de l'acad. des sciences de Montpellier. Tome VI, pg. 353.

zu müssen. Es sind dies etwa 5 mm dicke, 4 — 10 cm lange, unverzweigte, am Rhizom der im Wasser lebenden Pflanze entstehende und aufwärtswachsende Gebilde (l. c. Tab. IX, X, v.).

Leider geht aus dem Text nicht mit Sicherheit hervor, ob sie über die Wasseroberfläche hervorragen; immerhin wird ein solches Verhalten durch die Worte: . . . . »de l'eau, dont elles cherchent à atteindre la surface« nicht unwahrscheinlich gemacht. In ihrem Bau stimmen sie mit den Athmungsorganen von *Luffa* nahe überein; das Parenchym wenigstens hat dieselbe schwammige Beschaffenheit[1]), und die Epidermis ist zerstört. Ragen also diese Wurzeln über den Wasserspiegel, so sind auch sie als Athmungsorgane aufzufassen. Zudem wäre dann ihr Aufwärtswachsen viel verständlicher, als wenn sie nur Schwimmwurzeln darstellen. Auch die kleineren, an den Knoten der im Wasser flottirenden Zweige derselben Pflanze entspringenden Wurzeln kämen dann vielleicht als derartige Organe in Betracht. Leider stand mir kein lebendes Material zur Verfügung. —

Als Athmungsorgane dürften dann wohl ferner noch zu betrachten sein die eigenthümlichen Luftwurzeln der Cycadeen[2]). Dieselben bilden sich schon an der Keimpflanze aus, wachsen bis zur Erdoberfläche vertical in die Höhe, um sich hier dichotomisch zu verzweigen und zahlreiche Lenticellen im Periderm zu bilden. So sehr nun auch diese Gebilde manchen (durch Parasiten erzeugten) Gallen, z. B. den Wurzelanschwellungen von *Alnus* ähnlich sehen, so müssen sie doch als normale, nicht pathologische Erscheinungen betrachtet werden, da die von Reinke[3]) in ihnen entdeckten Algen ebensowenig constante Begleiter derselben zu sein scheinen, wie der von Brunchorst[4]) neuerdings in ihnen aufgefundene Pilz[5]).

In dieselbe Kategorie von Erscheinungen werden dann wohl auch die merkwürdigen Wurzeln von *Taxodium distichum* zu rechnen sein, von denen Parlatore in Decandolle's Prodromus (XVI, 2, pg. 440) das Folgende angiebt: »arbor excelsa, interdum 100—120 pedalis, radicibus hinc inde geniculatis, senescendo in columnas conicas, 1—5 pedes altas supra solum productis . . .« An den verhältnissmässig jungen Bäumen des hiesigen, wie des Karlsruher Gartens ist von solchen Wurzeln noch nichts zu bemerken.

Ueberhaupt scheinen aërotropische Wurzeln, ohne weitere als Athmungsorgane dienende Einrichtungen, sich einer viel grösseren Verbreitung zu erfreuen, als man wohl bisher annahm. Im Folgenden mögen noch einige Beispiele angeführt sein. An fast allen im Herbst dieses Jahres in die Bassins des Warmhauses gestellten Landpflanzen traten nach kurzer Zeit auf der Oberseite des Topfes viele Wurzeln hervor, welche sich immer an der Wasseroberfläche hielten, so bei *Cyperus Papyrus*, *Richardia aethiopica*, *Musa Cavendishii*. Es wirkt hier vermuthlich der Sauerstoffmangel als Reiz, durch den aërotropische Wurzeln gebildet werden. Ebenfalls als aërotropisch müssen dann die Wurzeln betrachtet werden, die an in Töpfen gezogenen Pflanzen regelmässig an die Erdoberfläche wachsen, eine Thatsache, für die einzelne Beispiele anzuführen wohl nicht nöthig ist. Ebensogut ist bekannt, dass wiederum an Topfpflanzen die Wurzeln mit grosser Vorliebe dem Rand des Topfes zuwachsen, und dort, wo sie am meisten Luft vorfinden, sich ausbreiten. Aber auch in freier Natur findet sich ähnliches. *Fraxinus*, und ganz besonders *Alnus glutinosa* zeigen, wenn sie im Sumpfboden stehen[1]), nicht nur eine grosse Menge von stammbürtigen Adventivwurzeln, welche fast gar nicht in den sauerstofflosen Boden eindringen, sondern in einiger Höhe über demselben horizontal verlaufen; nein, auch von dem in der Erde befindlichen Wurzelwerk treten Auszweigungen wieder zu Tage, um sich verzweigend auf dem Erdboden hinzukriechen. Vielleicht sind es gerade diese aërotropischen Wurzeln, welche dem Baum den Aufenthalt im Moorboden ermöglichen. An trockneren Standorten fand ich keine solchen »Luftwurzeln«.

Der Aërotropismus ist also offenbar bei Wurzeln weit verbreitet und hat wahrschein-

---

[1]) Das von *Luffa* genommene Schema (Fig. 12) stimmt mit der von Frank (Beitr. zur Pflanzenphysiologie (Taf. V, 24) gegebenen Darstellung des *Jussieua*-rindenparenchyms vollständig überein. Die betreffende Abbildung bei Martins (l. c. Taf. XII, 5) ist hiervon abweichend, aber wie auch andere anatomische Angaben desselben Autors (cfr. Tab. XII, 1) sehr wenig wahrscheinlich.

[2]) Vergl. Reinke, Morphologische Abhandlungen. Leipzig 1873.

[3]) Bot. Ztg. 1879. S. 473.

[4]) Brunchorst, Unters. aus dem botan. Institut zu Tübingen. II, 1. 1886. S. 155 ff.

[5]) Pilze konnte ich nur in älteren *Cycadeen*wurzeln auffinden, wo sie offenbar nur zufällig auftraten.

[1]) So z. B. im Durlacher Walde bei Karlsruhe.

lich eine grosse biologische Bedeutung. Während Molisch (l. c. S. 80) dieselbe nur darin erblickt, dass durch ihn die Wurzeln nicht in sauerstofflose Bodenschichten eindringen, sollte hier wahrscheinlich gemacht werden, dass sie eine viel grössere ist; dass sumpfbewohnende, oder überhaupt im sauerstoffarmen Boden befindliche Wurzeln durch Aërotropismus aus demselben heraus an die Luft wachsen und dabei Gebilden den Ursprung geben, die auf den ersten Blick für negativ geotropische gehalten werden können.

Strassburg i/E., Februar 1887.

Figurenerklärung.

Anm. 1. Mit Ausnahme von 1, 2, 11 u. 12 sind alle Figuren mit dem Abbé'schen Zeichenapparat entworfen. Für den benutzten Zeichentisch wurden die Vergrösserungen der Zeiss'schen Objective und Oculare besonders bestimmt und sind jeweils in Klammern angegeben.

Anm. 2. Es bedeutet für alle Figuren:

ep. Epidermis. G. Gefässbündel. I. Intercellularraum. Lt. Pneumathode. p. Parenchym. s. Schwammschicht. sk. Sklerenchymschicht. skl. Sklerenchymstrang. Wh. Wurzelhaube.

1. *Livistona australis*. Luftwurzel. nat. Gr.
2. *Phoenix reclinata*. Desgl.
3. *Ph. dactylifera*. Längsschnitt durch die Pneumathode einer jungen Wurzel. A, 2 (50).
4. *Ph. dact.* Querschnitt durch einen Theil einer Pneumathode. A, 2 (50).
5. Theil eines Querschnittes durch eine gewöhnliche Wurzel von *Ph. dactylifera*. A, 2 (50).
6. Aus einem tangentialen Längsschnitt der Schwammschicht von *Ph. farinifera*. F, 2 (600).
7. Desgl. F, 2 (430).
8. *Ph. farinifera*. Querschicht aus der Sklerenchym schicht. F, 2 (430).
9. Jüngerer Zustand hiervon. F, 2 (430).
10. Wie Fig. 8; zw. die Zwickel. F, 2 (430).
11. *Cyperus textilis*, oberes Ende einer Luftwurzel. (cc. 8).
12. *Luffa amara*, Rinde; Schema eines radialen Längsschnittes.
13. Oberes Stück der Fig. 3. D, 2 (190).
14. Unteres Stück derselben Figur. C, 2 (125).
15. *Ph. dactylifera*, Querschnitt durch die junge Pneumathode einer kleinen Wurzel. D, 2 (190).
16. Desgl. Längsschnitt einer Wurzel mit eben ausgebildeter Pneumathode. A, 2 (50).
17. Wurzel von *Saccharum*. Querschnitt A, 2 (50).
18. Das in 17 mit L. bezeichnete Stück. D, 2 (190.)
19. *Cyperus textilis*. Querschnitt bei C in Fig. 11. D, 2 (190).
20. *Cyperus*. Oberflächenansicht derselben Wurzel. A, 2 (50).

Curriculum vitae.

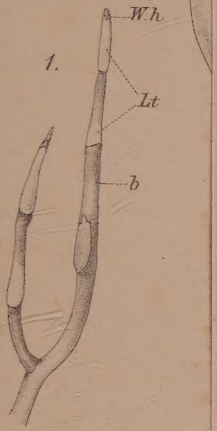
Geboren wurde ich, Gustav August Ludwig Jost, am 13. November 1865 in Karlsruhe als Sohn des Kaufmanns Louis Jost und seiner Ehefrau Lina, geb. Kammerer. Ich besuchte Vorschule und Gymnasium meiner Vaterstadt; von Untertertia an die mit den Rechten eines Gymnasiums ausgestattete Grossh. Friedrichsschule, welche mich am 7. Juli 1883 mit dem Zeugniss der Reife entliess. Darauf bezog ich die Universität Heidelberg, um mich dem Studium der Naturwissenschaft zuzuwenden; seit Herbst 1885 studire ich auf der hiesigen Kaiser-Wilhelms-Universität.

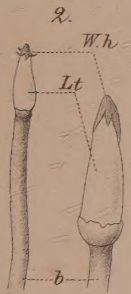
Meine Lehrer waren die Herren Professoren: Askenasy, Bernthsen, Bütschli, Bunsen, Kuno Fischer, Pfitzer, Quincke und Rosenbusch in Heidelberg; de Bary, Fittig, Kundt, Reye, Schering, Wortmann und Zacharias in Strassburg.

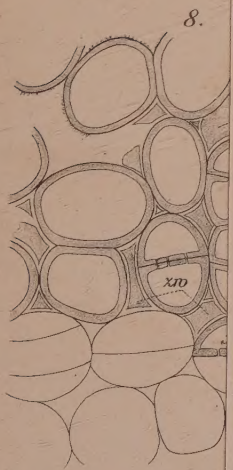
Allen diesen meinen verehrten Lehrern, insbesondere aber den Herren Professoren Pfitzer und de Bary, spreche ich an dieser Stelle meinen wärmsten Dank aus für alle Belehrung und Anregung, welche sie mir haben zu Theil werden lassen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

11.







L. Jost del.